DOI:10.11931/guihaia.gxzw202312053

基于解剖学的花叶类玉兰光合特性研究

朱凯立[1,2]，叶康[2]，宋希强[1]，秦俊[2]，邵文[2]，胡永红[1,2*]
（1. 海南大学 热带农林学院 海口 570228； 2. 上海辰山植物园城市园艺技术研发与推广中心，上海 201602）

摘要：以花叶类玉兰的全绿叶、花叶和全黄叶为试验材料，该研究从叶片光合色素含量、叶片解剖结构、光响应曲线等方面探讨 3 种类型叶片的解剖结构与光合特性的关系，从解剖学揭示花叶类玉兰光合特性成因。结果表明：（1）花叶类玉兰的黄色叶斑是由叶绿体结构异常导致叶绿素含量降低形成的叶绿素型叶斑。（2）花叶类玉兰黄色区域类囊体结构异常，ATP 合成受阻，阻碍了光合作用的正常进行。（3）解剖结构显示全绿叶栅栏组织发达，叶绿体完整性和色素含量均高于花叶和全黄叶，其净光合速率较高。（4）全绿叶和花叶的最大净光合速率和光饱和点存在显著性差异，全绿叶较花叶能够耐受更大范围的强光。该研究进一步阐明了花叶类玉兰的叶绿体结构影响其光合特性，为花叶类玉兰的优良种质选育提供了参考。

关键词：光合色素，解剖结构， 叶绿体结构，光合特性，相关性分析
中图分类号：Q945 **文献标识码**：A 文章编号：

Photosynthetic characteristics of *Yulania denudata* with variegated leaf based on anatomy

ZHU Kaili[1,2], YE Kang[2], SONG Xiqiang[1], QIN Jun[2], SHAO Wen[2], HU Yonghong[1,2*]
（1. *School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University*, Haikou 570228, China;
2. *Urban Horticulture Research and Extension Center, Shanghai Chenshan*
3. *Botanical Garden*, Shanghai 201602, China）

Abstract： The green leaves, variegated leaves and yellow leaves of *Yulania denudata* with variegated leaf were used as experimental materials. The anatomical structure and photosynthetic characteristics of three types of leaves were compared from the aspects of photosynthetic pigment content, leaf anatomical structure and light response curve, the factor of photosynthetic characteristics of *Y. denudata* with variegated leaf was revealed from anatomy. The the result of research as follows: (1) The yellow leaf spots of *Y. denudata* with variegated leaf is chlorophyll-type leaf spots formed by the decrease of chlorophyll content due to the abnormal structure of chloroplasts. (2) The structure of the thylakoids in the yellow region of the flower and leaf *Y. denudata* with variegated leaf was abnormal, and ATP synthesis was blocked, which hindered the progress of photosynthesis. (3) The anatomical structure showed that the palisade tissue of the green leaf was developed, the chloroplast integrity and pigment content were higher than that of the variegated leaf and the yellow leaf, and the net photosynthetic rate was higher. (4)

收稿日期：2024-05-16
基金项目：上海市农委科技兴农项目[沪农科推字（2019）第 1-8 号]；国家林业和草原局野生动植物保护司野生植物保护管理项目（No. 2019073041）；上海市科委科技创新行动计划(（No. 19DZ1203500)；上海市绿化和市容管理局科技项目(G212409)。
第一作者：朱凯立（1994—），硕士研究生，研究方向为园林植物资源与应用，389377952@qq.com。
*通信作者：胡永红，博士，教授级高工，研究方向为种质资源创新及城市生态修复技术，huyonghong@csnbgsh.cn。

There was a significant difference in the maximum net photosynthetic rate and light saturation point between the green leaf and the variegated leaf, and the green leaf can withstand a wider range of bright light than the variegated leaf. This study further elucidates that that the chloroplast structure of *Y. denudata* with variegated leaf affected its photosynthetic characteristics, and the results provided references for the breeding of fine varieties.

Key words: photosynthetic pigment, anatomical structure, chloroplast structure, photosynthetic characteristics, correlation analysis

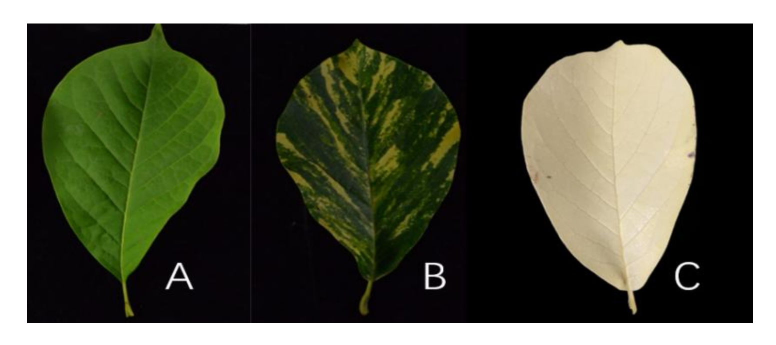
我国彩叶植物资源丰富，种类繁多，在园林景观的诸多构成要素之中占据重要地位（王永格等，2015）。近年来，彩叶植物因为丰富的色彩可以显著提升景观效果，成为景观设计应用的焦点（陈俊等，2023）。我国多省份推动国土绿化增量与提质结合，其中“彩化”就是实践工作的重点内容之一，要求在公园绿地植物多样性的基础上，加强彩化植物的应用比例，提升城市彩化植物的多样性（郑思俊等，2019）。玉兰（*Yulania denudata*）为木兰科（Magnoliaceae）玉兰属（*Yulania*）落叶乔木。花叶类玉兰为玉兰的籽播苗中发现的叶片变异单株，通过逐年继代嫁接繁殖，经持续多年的观察与测试，确定其观赏性状表现稳定一致。黄化及白化变异的出现，对研究高等植物光合系统有着重要的生物学意义（Hortensteiner，2009）。在玉兰叶片的解剖结构（袁家梁等，2023）和光合特性（刘雪燕等，2014；李月灵等，2012）的研究中，皆以绿叶为研究对象，但是对变异叶片的研究尚未见报道。

植物叶片色素的比例、含量不仅影响植物呈色，还影响植物的光合能力（黄利斌等，2015；蒲全明，2021）。而色素含量变化是叶绿体内部结构的外在表现，色素含量的多少与叶片解剖结构中叶绿体结构、分布和密度有关（康莹等，2020）。目前对花叶植物光合及叶片结构的研究，主要集中在银丝竹（*Bambusa multiplex* f. *silverstripe*）（陈凌艳等，2017）、花叶矢竹（*Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji*）（成敏敏等，2018）和花叶唐竹（*Sinobambusa tootsik* f. *albostriata*）（陈凌艳等，2019）等，在银丝竹的光合特性及叶结构研究中，绿叶叶绿素含量最高，叶绿体结构完整，具有更强的光合能力；在花叶矢竹复绿期光合特性及叶绿体结构的研究中，随着叶片的复绿光合色素含量升高，净光合速率升高，白叶的叶绿体无成熟类囊体片层结构，复绿叶的叶绿体内膜结构则接近正常；在光合色素含量差异对花叶唐竹不同叶色表型光合特性的影响的研究中，花叶唐竹绿色大多数白色叶肉细胞中没有发现完整的叶绿体，导致净光合速率始终为负值。可见叶片解剖结构与光合特性之间存在密切的关系，叶片的结构特征会影响其光合作用（孔维萍等，2020），为探究花叶类植物叶片结构与光合特性关系，本研究采用解剖学方法，通过对叶片栅栏组织和海绵组织的结构成像分析以及光合作用参数的检测分析，拟探讨以下问题：（1）花叶类玉兰叶片按解剖学分类属于哪类叶斑；（2）花叶类玉兰 3 种类型叶片的光合特性有何差异，该差异是否与叶片结构有关。

1 材料与方法

1.1 材料

试验地位于上海辰山植物园露天试验苗圃，供试苗木为 3 年生花叶类玉兰嫁接苗，其初始的母株是于 2013 年玉兰籽播苗中发现的叶片变异单株，在试验期已有植株“现蕾”，植株叶片多表现为黄绿相间的花叶、少数为全绿叶或者全黄叶，该现象在嫁接低苗龄植株与成年植株中表现一致（图 1），3 种类型的叶片的待测叶均选择同一株健康植株中上部的成熟叶片。



A. 全绿叶；**B**. 花叶；**C**. 全黄叶。

A. Green leaf; **B**. Variegated leaf; **C**. Yellow leaf.

图 1　3 种叶色类型

Fig.1 Three leaf color phenotypes

1.2 方法

1.2.1 光合色素含量

选取 3 种类型新鲜叶片各 3 片，每种类型叶片去除中脉剪碎后混匀，称取 0.1 g，浸入 10 mL95%乙醇中，避光浸提 48 h 至叶片无颜色，取 200μL 提取液至酶标板，用酶标仪（Tecan infinite M200 Pro）测定其波长 663 nm、645 nm、470 nm 处叶绿素提取液的吸光值，重复 3 次，计算叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b) 、总叶绿素（Chl）及类胡萝卜素(Car)含量。

1.2.1 叶片解剖结构

1.2.1.1 叶绿体超微结构

选取 3 种类型叶片各 3 张，切成 1 mm^2 左右小块，放 2.5%戊二醛中，并在 4℃下固定 2~4 h。用 0.1 M 的 H_3PO_4 漂洗液漂洗 3 次，每次 15 min，置入 1%锇酸 4℃冰箱中固定过夜，后依次加入 30%、50%、70%、80%、95%、100%、100%浓度的酒精中脱水，每次 40 min，放入 100%环氧丙烷 3 次，每次 30 min。处理后用环氧丙烷、包埋液包埋放置室温过夜，更换纯包埋液，室温 3~4 h，用牙签挑出包埋并放于 60 ℃烘箱，待树脂完全聚合对所需位置进行超薄切片，厚度为 70 nm。切片使用 3%醋酸铀饱和酒精溶液染色，70%酒精、超纯水清洗，2.7%枸橼酸铅溶液染色；超纯水清洗、吸水后使用透射电子显微镜（HITACHI）观察并拍照。

1.2.1.2 叶片横切面结构

选取 3 种类型叶片各 3 张，将叶片剪切为 3 mm×3 mm 大小放置于固定液中常温固定 24 h 以上，再依次放入 75%酒精 4 h、85%酒精 2 h、90%酒精 1.5 h、95%酒精 1.5 h、100%酒精 30 min~1 h、100%酒精 30 min~1 h、醇苯混合 10~20 min、二甲苯 10~20 min、石蜡 1~2 h、石蜡 1~2 h、石蜡 1~2 h 进行脱水、包埋，使用切片机（LEiCA RM2016）切成厚度 4~10 μm 的切片，脱蜡，甲苯胺蓝染色。切片放入二甲苯 5 min 透明，从二甲苯拿出来稍晾干，使用中性树胶进行封片。每个样品选取 3 张切片，每张切片随机选 3 个视野，使用显微镜（Axio Scope A1）观察并拍照。

1.2.3 光响应曲线

在连续两天晴天的条件下，在 2023 年 6 月 2~3 日上午 8：30—10：30，下午 15：00—17：30 进行测定，温度为 21~32 ℃。选择同一株花叶类玉兰中上部成熟且健康的 3 种类型叶片各 3 片，使用 LI-6400 光合测定仪（LI-COR 6400）红蓝光源提供光照强度设定 15 个不同 光合有效辐射（PAR）：0、10、30、50、100、200、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、1 800、2 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，二氧化碳（$CO_2$）流速为 500 $\mu mol \cdot mol^{-1}$。

1.3 数据处理

用 SPSS 20 和 Origin 2022 软件对试验数据进行处理和分析，用直角双曲线修正模型进行光响应曲线拟合和特征参数计算，用 Microsoft Excel 2021、Origin 2022 软件制作图表。

2 结果与分析

2.1 光合色素含量分析

3 种类型叶片的光合色素含量均存在显著性差异，由高到低依次为全绿叶、花叶、全黄叶。全绿叶总叶绿素含量 2.957 mg·g^{-1}，全黄叶和花叶的总叶绿素分别为全绿叶的 65.61%和 5.51%。全绿叶和花叶的总叶绿素与类胡萝卜素之比高于 1，全黄叶则低于 1，为 0.489。花叶类玉兰叶片呈现绿色、黄色与总叶绿素含量及类胡萝卜素之比的降低有关（表 1）。

表 1 3 种类型叶片光合色素含量及比例

Tab.1 Photosynthetic pigment content and proportion in leaves of three types

表型 Phenotype	叶绿素 a Chla (mg·g^{-1})	叶绿素 b Chlb (mg·g^{-1})	总叶绿素 Chl (mg·g^{-1})	类胡萝卜素 Car (mg·g^{-1})	总叶绿素/类胡萝卜素 Chl/Car
全绿叶 Green leaf	1.057±0.232a	1.900±0.724a	2.957±0.113a	2.690±0.117a	1.099±0.006a
花叶 Variegated leaf	0.693±0.184b	1.247±0.573b	1.940±0.892b	1.775±0.832b	1.093±0.001a
全黄叶 Yellow leaf	0.058±0.149c	0.105±0.046c	0.163±0.721c	0.333±0.116c	0.489±0.020b

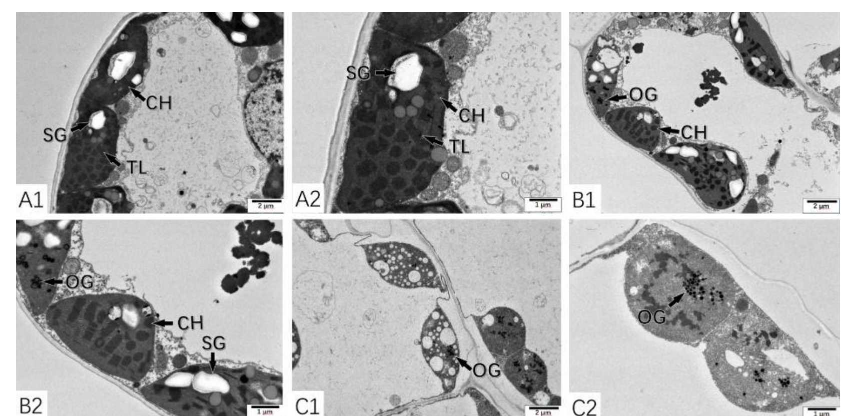
注：同列不同字母表示存在显著差异(P <0.05)。下同。

Note：Different letters in the same column indicated significant difference (P <0.05). The same below.

2.2 叶片解剖结构差异

2.2.1 叶绿体超微结构观察

全绿叶的叶肉细胞中叶绿体紧密且完整，叶绿体呈长椭圆形或梭形，叶绿体清晰，结构完整，叶绿体内含有少量淀粉颗粒，类囊体密集地堆叠在一起形成基粒，基粒片层结构紧凑。全黄叶叶肉细胞中的叶绿体排列疏松，呈现不规则形状或近圆形，膜被破损，基质较浅，未发现类囊体结构，内有大量嗜锇颗粒聚集；花叶叶肉细胞内的叶绿体同时存在全绿叶和全黄叶叶肉细胞中两种状态的叶绿体，部分叶绿体保持了结构完整，类囊体分化出片层，部分叶绿体无完整叶绿体结构，内有嗜锇颗粒聚集（图 2）。



A1-A2. 全绿叶；**B1-B2**. 花叶；**C1-C2**. 全黄叶。**CH**. 叶绿体；**TL**. 类囊体片层；**OG**. 嗜锇颗粒；**SG**. 淀粉颗粒。

A1-A2. Green leaf; **B1-B**2. Variegated leaf; **C1-C2**. Yellow leaf; **CH**. Chloroplast; **TL**. Thylakoid lamella; **OG**. Osmophilic granules; **SG**. Starch granules.

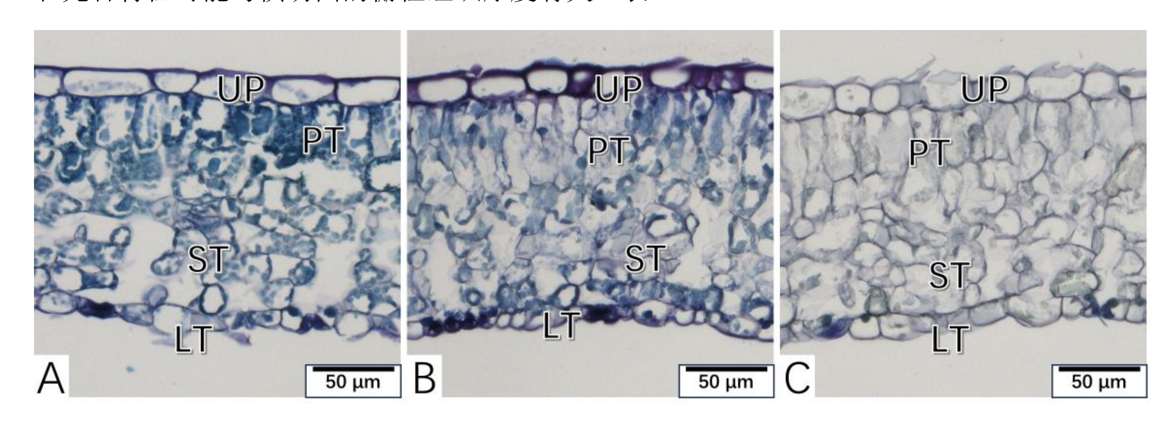
图 2 3 种类型叶片叶肉细胞及叶绿体超显微结构

Fig. 2 Ultramicrostructures of three types of leaf mesophyll cells and chloroplasts

2.2.2 叶片横切面结构观察与分析

全绿叶的横切面着色最深，上表皮细胞平整多为近长方形，下表皮为近椭圆形或圆形，栅栏组织细胞长而密与海绵组织分界清晰，叶绿体分布在栅栏组织和海绵组织内，在栅栏组织尤为密集。花叶的横切面上表皮稍平整，上表皮细胞为近长方形或近椭圆形，叶绿体在栅栏组织与海绵组织均有分布，但分布不均。全黄叶的横切面着色最浅，难以看到清晰的细胞形态，可能是由于细胞解体导致的，此外其上表皮为近椭圆形或近圆形，有凸起的现象（图3）。

3 种类型叶片的组织结构相同，但在栅栏组织厚度、栅栏组织与海绵组织的厚度比存在显著性差异，其中花叶和全黄叶的栅栏组织厚度分别为全绿叶的 0.87 倍和 0.61 倍，栅栏组织与海绵组织之比分别为全绿叶的 0.71 倍和 0.43 倍。由此可知，花叶类玉兰叶片的呈色和和光合特性可能与横切面的栅栏组织厚度有关（表 2）。



A. 全绿叶；**B**. 花叶；**C**. 全黄叶。**UP**. 上表皮；**PT**. 栅栏组织；**ST**. 海绵组织；**LT**. 下表皮。

A. Green leaf; **B**. Variegated leaf; **C**. Yellow leaf. **UP**. Upper epidermis; **PT**. Palisade tissue; **ST**: Spongy tissue; **LT**: Lower epidermis.

图 3 3 种类型叶片横切面结构

Fig. 3 Transverse structures of three types of blades

表 2 3 种类型叶片横切面结构特征

Tabble 2 Structural characteristics of transverse section of three types of blades

表型 Phenotype	叶片厚度 Vane thickness（μm）	上表皮厚度 Upper epidermis thickness（μm）	下表皮厚度 Lower epidermis thickness(μm）	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness（μm）	海绵组织厚度 Sponge tissue thickness（μm）	栅栏组织/海绵组织 Palisade tissue/ Sponge tissue
全绿叶 Green leaf	159.605±4.486a	18.574±2.076a	13.904±1.502a	69.724±3.539a	59.381±4.961b	1.183±0.135a
花叶 Variegated leaf	155.983±4.042a	17.599±0.818a	12.915±0.646a	60.848±1.626b	68.799±3.900b	0.844±0.067b
全黄叶 Yellow leaf	130.528±6.595b	14.316±0.876b	10.304±0.944b	42.482±2.330c	72.121±3.808a	0.507±0.059c

2.3 光响应曲线及光合特征参数分析

3 种类型叶片光响应曲线的拟合效果（图 4），在光照强度为 0~200 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时，全绿叶和花叶的净光合速率迅速上升，全绿叶上升幅度大于花叶；200~800 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时，全绿叶的净光合速率始终大于花叶；800~1 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时，全绿叶的净光合速率缓慢增加后趋于平稳，花叶趋于平稳后缓慢下降；测定过程中全黄叶的呼吸速率始终大于光合速率。

对比 3 种类型叶片的光合响应曲线的拟合结果（表 3），花叶和全绿叶的决定系数为 0.999 和 0998，而全黄叶无法通过光响应曲线拟合模型来拟合；全绿叶的最大净光合速率（P_{max}）和光饱和点（LSP）分别为 9.806 μmol·m^{-2}·s^{-1} 和 1 498.683 μmol·m^{-2}·s^{-1}，显著高于花叶；光补偿点（LCP）为 41.674 μmol·m^{-2}·s^{-1}，显著低于花叶。

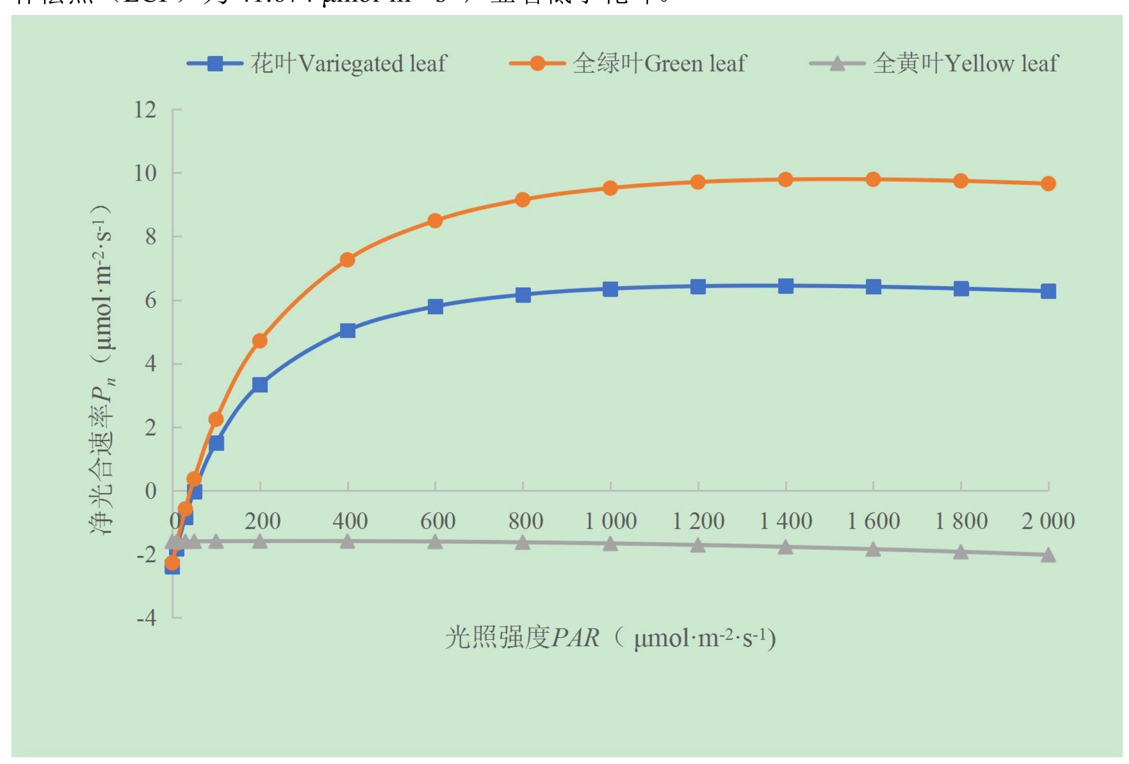


图 4 3 种类型叶片的光响应曲线

Fig.4 Light response curves of three types of leaves

表 3 3 种类型叶片的光合参数

Table 3 Photosynthetic parameters of three types of leaves

表型 Phenotype	初始斜率 α	最大净光合速率 P_{max}（μmol·m^{-2}·s^{-1}）	光饱和点 LSP（μmol·m^{-2}·s^{-1}）	光补偿点 LCP（μmol·m^{-2}·s^{-1}）	暗呼吸速率 Rd（μmol·m^{-2}·s^{-1}）	决定系数 R
全绿叶 Green leaf	0.064±0.012a	9.806±0.437a	1498.683±59.913a	41.674±0.480b	2.384±0.135a	0.998±0.000a
花叶 Variegated leaf	0.060±0.005a	6.452±0.185b	1352.042±34.633b	50.801±1.020a	2.289±0.426a	0.999±0.001a
全黄叶 Yellow leaf	—	—	—	—	—	—

2.4 气体交换参数分析

随着光照强度的增加，全绿叶和花叶的气孔导度（G_s）、蒸腾速率（T_r）总体呈呈上升趋势，均高于全黄叶。3 种类型叶片的胞间 CO_2 浓度（C_i）呈相同趋势，先下降再缓慢上升，而全黄叶始终处于较高的水平，高于全绿叶和花叶。花叶和全绿叶的水分利用效率（WUE）呈相近状态，在 0~200 μmol·m^{-2}·s^{-1} 迅速上升，600 μmol·m^{-2}·s 时开始缓慢下降，全黄叶的 WUE 始终为负值。全绿叶的 G_s 和 T_r 高于花叶，说明全绿叶的净光合速率更高，进行光合作用消耗的 C_i 较多（图 5）。

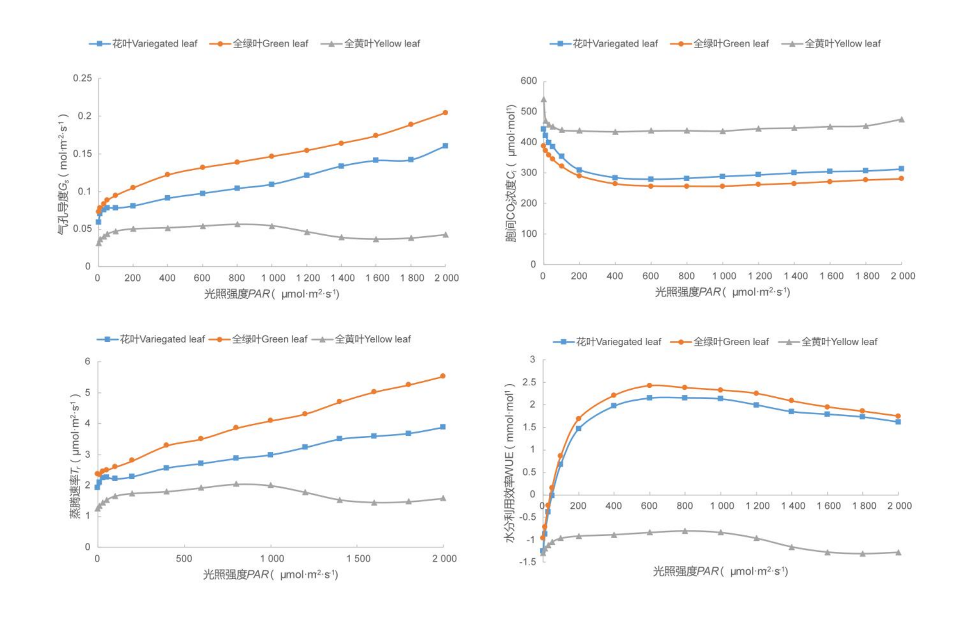


图 5 3 种类型叶片气体交换参数对不同光合有效辐射的响应曲线

Fig. 5 Response curves of gas exchange parameters of three types of leaves to different photosynthetically active radiations

2.5 叶片解剖结构与光合色素、光合特性相关性分析

对叶片解剖结构与光合特性相关指标进行 Pearson 相关性分析，栅栏组织与光合色素呈显著性正相关；叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素三者之间呈极显著性正相关，三者与类胡萝卜素呈显著性正相关。净光合速率与上表皮厚度、栅栏组织厚度和 G_s 呈显著相关，与下表皮厚度呈极显著性正相关；G_s 与上表皮呈极显著正相关，与下表皮厚度呈显著正相关；海绵组织厚度与 C_i 呈正相关，两者与其他指标均呈负相关；WUE 与叶片厚度呈显著正相关。由此可知，解剖结构中的栅栏组织与光合色素含量相关性较强，光合色素与光合特性指标相关性较强（图 6）。

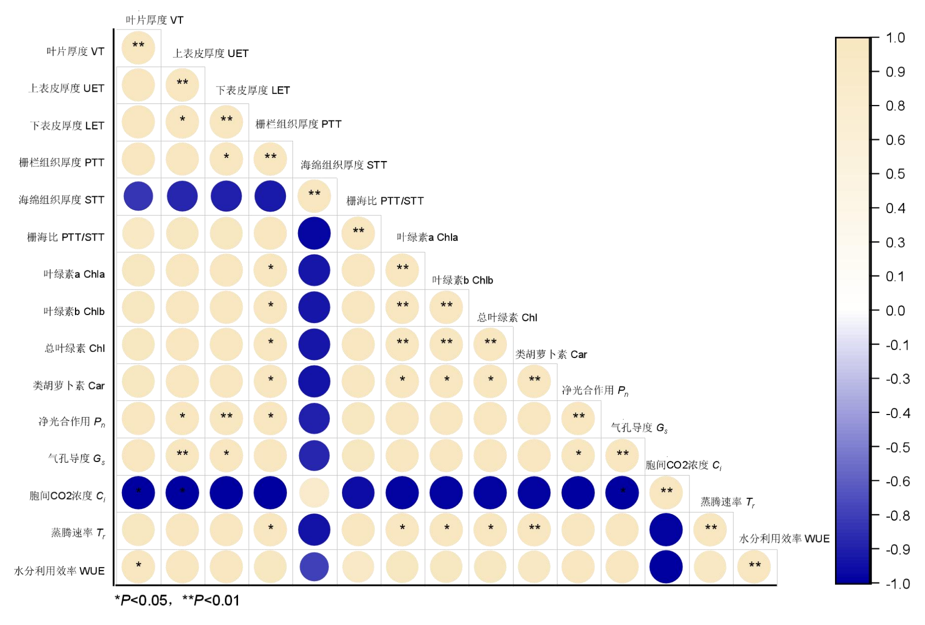


图 6 叶片解剖结构与光合色素、光合特性的相关性分析

Fig. 6 Correlation analysis of leaf anatomical structure with photosynthetic pigment and photosynthetic characteristics

3 讨论

光合色素是叶色构成的主要色素，其中叶绿素和类胡萝卜素分别影响叶片绿色和黄色的呈现（张振宇等，2014），与花叶类玉兰的全绿叶相比，全黄叶的类胡萝卜素占优势，是叶片呈现黄色的原因。类囊体膜上分布着许多光反应必须的光合色素（王萍，2011）。花叶类玉兰全黄叶和花叶的黄色区域几乎无完整的叶绿体结构，而类囊体降解产物脂质聚集，嗜锇颗粒数量增多，甚至出现囊泡状结构，说明叶绿体在单片层时期降解，外在表现为色素含量的降低，而叶绿素作为叶绿体中最重要的色素，其含量降低幅度更大，这与郑小雨等（2020）在烤烟叶片的研究中发现色素含量与叶绿体超微结构存在相关性较强的结果一致。3 种类型叶片横切面结构未发现差异，但各组织的厚度及比例可能是导致叶色差异的原因。一般认为叶片栅栏组织中的叶绿体数量高于海绵组织，表明较高的色素含量与栅栏组织厚度相关（杜梅娜等，2022），本研究中叶片的栅栏组织厚度与光合色素含量呈显著性正相关，可能是越发达的栅栏组织为叶绿体密集提供了可能。植物的叶斑按照解剖学分类分为叶绿素型、气隙型、表皮型、色素型和附属物型 5 个类型（Zhang et al，2020），花叶类玉兰呈现的黄色斑纹并非特殊的横切面结构影响，是由于叶绿体结构异常导致的叶绿素型叶斑。

光响应参数可以反映植物的光合能力及光抑制水平（王海珍等，2014）。花叶类玉兰的全绿叶和花叶的净光合速率均随着光照强度的增大而增加，相同光强时，全绿叶的光反应更强烈，产生更多的 ATP，可以为暗反应提供充足条件。在光强达到一定程度时，全绿叶和花叶均出现了光饱和，但全绿叶的叶片厚度较花叶更厚，能够在高光强下降低光在叶片内的传导效率，避免强光对光合系统的破坏，保持较高的净光合速率，全黄叶的净光合速率始终处于负值，推测，在生长发育过程中全黄叶无法满足自身生长，需要植株的自我调控来供给所需养分。在三种地宝兰属植物光合特性的研究中，地宝兰的光补偿点与光饱和点相差最大，其光适应的生态幅度更广（许爱祝等，2024），花叶类玉兰全绿叶的光饱和点高于花叶，光补偿点低于花叶，说明全绿叶比花叶对光强的适应范围更大。

叶绿素是光合作用的关键启动器，叶绿体是光合作用的主要场所（Kirchhoff，2019）。类囊体是光系统Ⅰ和光系统Ⅱ以及色素-蛋白复合体实现功能必需依附的场所，光能驱动蛋白质复合物之间的电子传递，与蛋白质结合的叶绿素色素被光激发引发电子流，产生 ATP（Waters et al，2009；朱雪云，2017）。李勤等（2019）在“白叶 1 号”茶树白化过程中叶绿体的研究发现，随着叶片白化程度加重，ATP 合成酶降低，花叶类玉兰叶片的黄色区域中类囊体结构异常，ATP 合成酶缺失，导致 ATP 合成受阻，阻碍了光合作用的进行，使花叶的净光合速率较全绿叶降低。光合速率与 Gs 为反馈调节的关系，Gs 也可以通过气孔开合程度调节植物内水汽和 CO_2 等与外界的交换（李金威等，2023），花叶类玉兰叶片通过增大张开程度，促进了光合作用，而 CO_2 作为光合作用的原料消耗加快，使 Ci 降低，这是花叶类玉兰的 Gs 与净光合速率呈正相关，与 Ci 呈负相关的原因。植物叶片的结构与光合能力密切相关，植物叶片的栅栏组织越发达，其净光合速率越高（王建华等，2010；高新生等，2021），本研究中花叶类玉兰叶片的栅栏组织厚度与净光合速率呈显著性正相关，栅栏组织是叶绿体的主要合成部位，栅栏组织增厚说明其叶绿体数量和叶绿素含量越多，叶片光合能力升高，这与毛行简等（2021）发现花叶假连翘 3 种叶色表型叶片中叶绿素含量对其光合特性影响显著的结果一致。

不同树龄的树木光合作用存在差别（臧润国等，2009；韩多红等 2020）。广西青梅（潘鑫峰等，2024）、单性木兰（潘李泼等，2023a）和香木莲（潘李泼等，2023b）等在幼年和成年植株光合特性及叶片解剖结构的比较研究中均发现树木从幼苗期到成年植株叶片光合结构变得更加发达，光合作用增强。本研究中的花叶类玉兰通过嫁接方法缩短幼苗期，呈现成年特征，代表成年植株叶片的光合结构及特性，3 种类型叶片均采自同一植株当年生中上

部成熟叶片，有效避免了不同植株个体的差异。

综上所述，花叶类玉兰的黄斑属于叶绿素型叶斑，叶绿体结构及叶片中栅栏组织厚度差异引起全绿叶、花叶和全黄叶的呈色差异，不同叶片的光合特性差异与叶绿体的发育程度相关，异常的叶绿体结构造成叶绿素含量降低、光合性能下降。

文献参考

CHEN J, ZHANG XR, LIN XD, et al., 2023. Discussion on the application of colored leaf plants in landscape design[J]. Science and Technology of Qinghai Agriculture and Forestry, 2023(2): 31-34. [陈俊，张兴锐，蔺相达，等，2023. 彩叶植物在园林景观设计实践中的应用探讨[J]. 青海农林科技，2023(2)：31-34.]

CHEN LY, XIE DJ, RONG JD, et al., 2019. Effects of photosynthetic pigment content on photosynthetic characteristics of different leaf color phenotypes of *Sinobambusa tootsik* f. *luteoloalbostriata*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 55(12): 21-31. [陈凌艳，谢德金，荣俊冬，等，2019. 光合色素含量差异对花叶唐竹不同叶色表型光合特性的影响[J]. 林业科学，55(12)：21-31.]

CHEN LY, HE LT, LAI JL, et al., 2017. The variation of chlorophyll biosynthesis and the structure in different color leaves of *Bambusa multiplex* ‘Silverstripe’[J]. Journal of Forest and Environment, 37(4): 385-391. [陈凌艳，何丽婷，赖金莉，等，2017. 银丝竹不同叶色叶绿素合成及叶结构差异[J]. 森林与环境学报，37(4)：385-391.]

CHENG MM, Chen KY, Zhu XY, et al., 2018. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji* during green-revertible albino stage[J]. Scientia Silvae Sinicae, 54(4): 1-10. [成敏敏，陈柯伊，朱雪玉，等，2018. 花叶矢竹复绿期光合特性及叶绿体结构[J]. 林业科学，54(4)：1-10.]

DU MN, ZHAO X, LI MJ, et al., 2022. Comparison of leaf structure and photosynthetic characteristics between two leaf types of *Viola monbeigii*[J]. Guihaia, 42(12): 2178-2187. [杜梅娜，赵祥，李铭佳，等，2022. 不同叶型维西堇菜叶片结构及光合特征比较[J]. 广西植物，42(12):2178-2187.]

GAO XS, HU XX, LI T, et al., 2021. Research on characteristics of leaf anatomical structure and photosynthesis of 5 widely-used *Hevea brasiliensis* clones seedlings[J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 41(3): 31-36. [高新生，胡欣欣，李廷，等，2021. 巴西橡胶树 5 个主栽品种幼苗叶片的解剖结构及光合特性研究[J]. 西南林业大学学报(自然科学)，41(3)：31-36.]

HAN DH, ZHOU DF, MENG HJ. 2020. Correlation between photosynthetic characteristics and tree age of two ‘Zaosu’ pear cultivars in arid desert[J]. Journal of Fruit Resources, 2020, 1(3): 1-5. [韩多红，周德峰，孟好军，2020. 干旱荒漠区 2 个‘早酥’梨品种光合特性与树龄的相关性研究[J]. 果树资源学报， 1(3)：1-5.]

HORTENSTEINER S, 2019. Stay-green regulates chlorophyll and chlorophyll-binding protein degradation during senescence[J]. Trends in Plant Science, 14(3): 155-162.

HUANG LB, SHI DW , ZHOU P, et al., 2015. Relationship between pigments content and leaf color in *Koelreuteria bipinnata* var. *integrifoliola* ‘Jinyancailuan’ [J]. Journal of Jiangsu Forestry Science ＆ Technology, 42(1): 8-10. [黄利斌，施大伟，周鹏，等，2015. 金焰彩栾色素组成与叶片呈色的关系[J]. 江苏林业科技，42(1)：8-10.]

KANG Y, PAN JJ, CHEN JH, et al., 2023. Contents of pigments and anatomical structure of leaves in *Acer negundo*‘Aurea’ [J]. Bulletin of Botanical Research, 43(4): 591-600. [康莹，潘

晶晶，陈建华，等，2023. 金叶复叶槭叶片色素与解剖结构[J]. 植物研究，43(4)：591-600.]
KIRCHHOFF H, 2019. Chloroplast ultrastructure in plants[J]. New Phytologist, 223(2): 565-574.
KONG WP, CHENG H, YUE HZ, 2020. Effects of cadmium stress on leaf chloroplast ultrastructure and chlorophyll mass fraction of three melon varieties[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 29(6):935-941. [孔维萍，程鸿，岳宏忠，2020. 镉胁迫对甜瓜幼苗叶片叶绿体超微结构及光合色素质量分数的影响[J]. 西北农业学报，29(6)：935-941.]
LI JW, YUAN HF, TIAN YH, et al., 2023. Growth， development and photosynthetic characteristics of five *Amorphophallus bulbifer* varieties（strains）[J]. Journal of Southern Agriculture, 54(4): 1166-1174. [李金威，原慧芳，田耀华，等，2023. 5 个珠芽魔芋品种（系）的生长发育及其光合特性分析[J]. 南方农业学报，54(4)：1166-1174.]
LI Q, CHENG XM, LI YD, et al., 2019. Analysis of the chloroplast proteome difference of ‘Baiye 1’ [*Camellia sinensis* (L.) O Kuntze] during periodic albinism[J]. Journal of Tea Science. 39(03):325-334. [李勤，程晓梅，李永迪，等，2019. 白叶 1 号白化过程中叶绿体蛋白质组差异分析[J]. 茶叶科学，39(03)：325-334.]
LI YL, JIN ZX, 2012. Diurnal variation of photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters of *Magnolia denudata* leaf[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 40(9): 164-168. [李月灵，金则新，2012. 玉兰叶片光合速率和叶绿素荧光参数的日变化[J]. 江苏农业科学，40(9)：164-168.]
LIU XY, SHEN YM, ZHU YL, et al., 2014, Study on photosynthetic characteristics of 8 Magnolia denudata germplasm[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 42(7): 179-182. [刘雪燕，申亚梅，朱栩梁，等，2017. 8 个玉兰种质的光合特性研究[J]. 江苏农业科学,，42(7)：179-182.]
MAO XJ, CHEN FY, REN K, et al., 2021. Photosynthetic characteristics of three leaf color phenotypes of *Duranta repens* ‘Variegata’[J]. Journal of Forest and Environment, 41(3): 225-233. [毛行简，郑风英，任可等，2021. 花叶假连翘 3 种叶色表型叶片的光合特性[J]. 森林与环境学报，41(3)：225-233.]
PAN LP, TANG JM, CHEN TG, et al., 2023. Comparison of photosynthetic function and structure of leaves between *Kmeria septentrionalis* seedlings and adult plants[J]. Guangxi Sciences, 30(6): 1163-1170. [潘李泼，唐健民，陈泰国，等，2023. 单性木兰幼苗与成年植株叶片光合功能及结构比较[J]. 广西科学，30(6)：1163-1170.]
PAN LP, TANG JM, JIANG HD, et al., 2024a. Comparison of photosynthesis and structure of leaves between *Manglietia aromatica* seedlings and adult plants[J/OL]. Molecular Plant Breeding:1-11[2024-04-16].http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20231024.1320.004.html. [潘李泼，唐健民，江海都，等，2024a. 濒危植物香木莲幼苗与成年植株叶片光合作用及结构比较[J/OL]. 分子植物育种，1-11[2024-04-16].http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20231024.1320.004.html.]
PAN XF, ZOU R, TANG JM, et al., 2024b. Comparative study on photosynthetic characteristics and leaf microstructure of *Vatica guangxiensis* seedling and adult trees[J/OL]. Guihaia, 1-15[2024-04-16].http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.q.20240305.1752.006.html. [潘鑫峰，邹蓉，唐健民，等，2024b. 广西青梅幼苗与成年树木光合特性和叶片显微结构的比较研究[J/OL]. 广西植物，1-15[2024-04-16]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.q.20240305.1752.006.html.]
PU QM, YANG P, YONG L, et al., 2021. Studies on pigment content and photosyntheic characteristics of purple-red leaf color mutant in radish[J]. Journal of Agricultural Science

and Technology, 23(8): 45-54. [蒲全明，杨鹏，雍磊，等，2021. 萝卜紫红叶色突变体的色素含量及光合特性研究[J]. 中国农业科技导报，23(8)：45-54.]

WANG JH,REN SF, 2010. Photosynthetic characteristics of forsythia suspensa and influencing factors[J]. Journal of Northwest Forestry University, 25(6):41-45. [王建华,任士福，2010. 连翘光合作用特性及其影响因子分析[J]. 西北林学院学报，25(6)：41-45.]

WANG HZ, HAN L, XU Y, et al., 2014. Photosynthetic responses of the heteromorphie leaves in *Populus euphratica* to light intensity and CO_2 concentration[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 38(10): 1099-1109. [王海珍，韩路，徐雅丽等，2014. 胡杨异形叶光合作用对光强与 CO_2 浓度的响应[J]. 植物生态学报，38（10）：1099-1109.]

WANG P, 2011. Distribution of photosystem on thylakoid membrane[J]. Public Communication of Science & Technology (17): 95+83. [王萍，2011. 光系统在类囊体膜上的分布[J]. 科技传播，(17)：95+83.]

WANG YG,BU Y H,SHUJH, et al., 2015. Effect of light intensity on Acer truncatum 'Lihong' leaf color in autumn [J]. Journalof Northwest Forestry University, 30(2): 70-76. [王永格，卜燕华，舒健骅，等，2015. 光照强度对‘丽红’元宝枫秋季叶色变化的影响[J]. 西北林学院学报，30(2)：70-76.]

WATERS MT, LANGDALE JA, 2009. The making of a chloroplast[J]. The EMBO journal, 28(19): 2861-73.

XU AZ, JIANG HD, PU QK, et al., 2024. Comparative study on leaf anatomical structures and photosynthetic characteristics of three *Geodorum* species[J]. Guihaia, 44(1): 113-125. [许爱祝，江海都，浦乾琨，等，2024. 三种地宝兰属植物叶片解剖结构及光合特性的比较研究[J]. 广西植物，44(01)：113-125.]

YUAN JL, CHI TC, LI YY, 2023. Leaf photosynthetic thermotolerance in 16 urban tree species and its relationship with leaf morpho-anatomical[J]. Chinese Journal of Ecology, 42(7)：1561-1567. [袁家梁，迟天淇，李秧秧，2023. 16 种城市园林落叶树种光合耐热性及其与叶形态、解剖结构的关系[J]. 生态学杂志，42(7)：1561-1567.]

ZANG RG, LIU H, ZHANG XP, et al., 2009. Photosynthetic characteristics of *Picea schrenkiana* var *tianschanica* of different age classes in a natural stand in the central part of Tianshan Mountains[J]. Scientia Silvae Sinicae [臧润国，刘华，张新平，等，2009. 天山中部天然林分中不同龄级天山云杉光合特性[J]. 林业科学，45(05)：60-68.]

ZHANG, JIAN HZ, JIN CW, et al., 2020. A revised classification of leaf variegation types[J]. Flora, 272(1).

ZHANG ZY, WANG P, WANG SY, et al., 2014. Study on structure and physiological basis of leaf colouring in *Lagerstroemia indica* L.‘Jinwei’[J]. Northern Horticulture, (4): 68-72. [张振宇，王鹏，王淑安，等，2014. ‘金薇’叶片呈色的结构和生理基础研究[J]. 北方园艺，(4)：68-72.]

ZHENG SJ, LI XC, ZHANG L, 2019. Reflections on the “Four Modernizations” of Shanghai urban greening in new era[J]. Landscape Architecture Academic Journal, 2019(1): 24-27. [郑思俊，李晓策，张浪 2019. 新时期上海城市绿化“四化”建设思考[J]. 园林，2019(1)：24-27.]

ZHENG XY, LI CJ, LU XC, et al.， 2020. Study on changes of pigment content in flue-cured tobacco at different maturity stage and its relationship with chloroplast ultrastructure[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 22(10): 60-68. [郑小雨，李常军，路晓崇，等，2020. 烤烟不同成熟期色素含量变化及其与叶绿体超微结构的关系探究[J]. 中国农

业科技导报，22(10)：60-68.]

ZHU XY, LI JM, WANG HY, et al., 2017. Analysis of chlorophyll biosynthesis and chloroplast microstructure in *Euonymus japonicus* var. *Aureamarginatus* and *E. japonicus* var. *Aureovariegatu*[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 30(8): 1767-1771. [朱雪云，李建谋，王海燕，等，2017. 金边黄杨和金心黄杨叶绿素合成与叶绿体结构分析[J]. 西南农业学报，30(8)：1767-1771.]